Revue suisse Zool.	Tome 86	Fasc. 3	p. 653-662	Genève, septembre 1979

La température corporelle de *Suncus etruscus* (Soricidae, Insectivora) au cours de l'activité, du repos normothermique et de la torpeur

par

H. FREY

Avec 2 figures

Abstract

The body temperature of *Suncus etruscus* (Soricidae, Insectivora) during activity, rest and torpor. — The relation between body temperature (*Tb*) and body size has been investigated in a very small mammal, *Suncus etruscus*. Rectal temperature (*Tr*) has been measured at different times of the day during activity and rest at 5 and 20° C. *Tr* has also been measured during torpor (ambient temperature 2,5 to 28° C). To obtain comparable data, *Tr* has further been measured in two related species, *Crocidura russula* and *Suncus murinus*. *S. etruscus* has a typically shallow torpor, as *Tr* never falls below 12° C. All three species show a daily rhythm of *Tr* at rest, but there is no common tendency. *Tr* of *S. etruscus* at rest at 20° C (34,7 $\pm$ 0,5° C) is lower than *Tr* of *C. russula* (36,0 $\pm$ 0,6° C) and *S. murinus* (35,3 $\pm$ 0,8° C), but is higher than *Tr* of *S. etruscus* at 5° C (33,7 $\pm$ 1,1° C). The observed differences are not related to the small size of *S. etruscus*. The Crocidurinae have a mean *Tb* of 35,3° C, lying 3° C lower than the *Tb* of the Soricinae, but similar to that of other Insectivora. The apparent correlation of *Tb* with the metabolic level in the Soricidae is discussed in relation to the evolution of the family.

INTRODUCTION

Par sa taille extrêmement faible, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) se trouve confronté à des problèmes particuliers, spécialement dans le domaine des dépenses énergétiques. Tout mécanisme physiologique ou comportemental permettant de réduire les dépenses énergétiques acquiert dans une telle situation une valeur adaptative certaine (BLIGH 1973;

McNab 1974). De fait, Vogel (1974) a mis en évidence chez *S. etruscus* l'existence de torpeurs, dont les caractéristiques indiquent que ce phénomène joue un rôle important dans l'économie d'énergie (Frey & Vogel 1979).

La température corporelle est un autre paramètre pouvant influencer de façon notable le bilan énergétique, surtout chez les homéothermes de petite taille (Morhardt 1975; Spotila & Gates 1975). Dans cette optique, la température corporelle de *S. etruscus* présente un intérêt particulier. Afin de mieux connaître cet aspect de la thermorégulation chez cette espèce, des mesures de la température rectale ont été réalisées à diverses températures ambiantes chez des individus en activité, au repos normothermique ainsi qu'en torpeur.

Pour discerner une éventuelle relation entre la situation extrême de *S. etruscus* et sa température corporelle, il est cependant nécessaire d'établir une comparaison avec des espèces de taille supérieure mais proches sur les plans systématique et physiologique. Les Soricidae sont divisés en deux sous-familles (les Soricinae et les Crocidurinae, auxquels se rattache *S. etruscus*) présentant des différences nettes, en particulier quant à leur physiologie (Vogel 1972, 1976). Or les données existant sur la température corporelle proviennent essentiellement de représentants des Soricinae (Calder 1969; Gebczynski 1977; Lindstedt 1977; Morrison *et al.* 1959; Neal & Lustick 1973) et à part quelques données peu précises (Nagel 1977) ou contradictoires (Dryden & McAllister 1970; Hasler & Nalbandov 1974), on ne sait rien sur les Crocidurinae. Il est cependant probable qu'il existe aussi des différences entre les deux sous-familles dans le domaine de la température corporelle. Pour obtenir des données comparables à celles de *S. etruscus*, des mesures de la température corporelle ont par conséquent aussi été effectuées au repos chez deux autres espèces de Crocidurinae, *Crocidura russula* et *Suncus murinus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Normothermie

Des mesures de la température rectale ont été réalisées à diverses heures du jour (00^{30}, 08^{00}, 13^{30} et 18^{00}) chez *Suncus etruscus* (1 ♀ et 1 ♂ à 5° C, 2 ♀ et 2 ♂ à 20° C), *S. murinus* (1 ♀ et 1 ♂ à 20° C) et *Crocidura russula* (2 ♂ à 20° C). Les animaux étaient acclimatés à la température ambiante depuis plusieurs semaines. Chacun disposait d'un terrarium au fond recouvert de terre, ainsi que d'un labyrinthe en plâtre (*S. etruscus*, voir Frey & Vogel 1979) ou d'un nid en bois *(S. murinus, C. russula)*. Le terrarium était en outre muni d'une roue d'activité (sauf pour *S. murinus*). La nourriture, fournie *ad libitum*, était constituée de vers de farine *(S. etruscus, C. russula)* ou de viande hâchée *(S. murinus)*.

La température rectale était mesurée à l'aide d'un téléthermomètre Yellow Springs 42 SC et d'une résistance NTC de Ø 1 mm, insérée à une profondeur de 10 mm pour *S. etruscus*, 15 mm pour *C. russula* et 20 mm pour *S. murinus*. Saisir et maintenir l'animal nécessitait jusqu'à l'insertion 15 à 30 sec pour *S. etruscus* et *C. russula*, 60 à 90 sec pour *S. murinus*. La lecture avait lieu 15 sec après l'insertion de la sonde, avec une précision de ± 0,2° C.

L'activité des individus était enregistrée (à l'aide d'un thermocouple au nid et d'une cellule photoélectrique placée dans le terrarium) pendant les 30 à 60 min précédant chaque mesure. N'ont été retenues que les valeurs obtenues alors que l'animal se trouvait au repos dans le nid ou en activité à l'extérieur depuis au moins 10 min.

2. Torpeur

Des torpeurs ont été induites chez *S. etruscus* (7 ♀, 10 ♂) à des températures ambiantes entre 2,5 et 28° C par diète ou privation de nourriture (voir Frey & Vogel (1979) pour les détails). Les conditions de maintien des animaux et de mesure de la température rectale étaient les mêmes que décrit plus haut. Les torpeurs étaient contrôlées par enregistrement de la température du nid et les mesures effectuées pendant la phase d'équilibre (Frey & Vogel 1979), après que la température ambiante dans le terrarium eut été relevée.

RÉSULTATS

1. Suncus etruscus

Torpeur

Aux températures ambiantes *(Ta)* supérieures à 12° C, la température rectale *(Tr)* de *S. etruscus* en torpeur se stabilise 1 à 4° C au-dessus de Ta et dépend donc directement de celle-ci (fig. 1). Lorsque Ta est inférieure à 12° C par contre, la température rectale présente une forte variabilité, mais reste toujours comprise entre 12 et 18° C et ne dépend par conséquent pas de Ta (fig. 1). Il apparaît clairement que *S. etruscus* est capable de contrôler sa température corporelle *(Tc)* au cours de la torpeur et de mettre en action des mécanismes lui permettant, lorsque Ta descend assez bas, de maintenir Tc au-dessus d'une limite située vers 12° C.

Normothermie

A 20° C, la température rectale de *S. etruscus* au repos varie entre 32,9 et 36,0° C, avec une moyenne de 34,7 ± 0,5° C ($\bar{x} \pm s$; n = 117) (fig. 2). On n'observe pas de

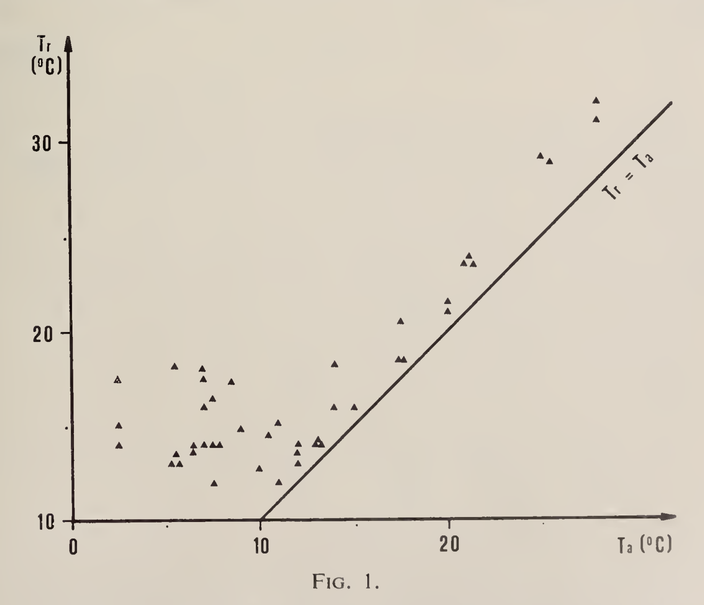


Fig. 1.

Température rectale (Tr) de *Suncus etruscus* en torpeur à différentes températures ambiantes (Ta). Chaque point représente une mesure pendant la phase d'équilibre d'une torpeur.

différences dues au sexe ou à l'âge des individus. A 5° C par contre, la température rectale est significativement inférieure ($P < 0{,}001$), variant de 30,7 à 35,7° C avec une moyenne de 33,7 ± 1,1° C (n = 65). La température corporelle moyenne de *S. etruscus* au repos diminue donc avec Ta. On constate en outre une relation entre Ta et la variabilité de Tc, celle-ci augmentant significativement ($P < 0{,}05$) entre 20° C (s = 0,5) et 5° C (s = 1,1).

La température rectale durant l'activité semble par contre indépendante de Ta, moyenne et variabilité étant semblables à 5 et à 20° C (37,0 ± 0,4° C (n = 8), resp. 36,9 ± 0,3° C (n = 17); fig. 2). *S. etruscus* possède en activité une température corporelle moyenne supérieure de 2 à 3° C à celle observée au repos. Les valeurs les plus basses (36,5° C à 20° C et 36,2° C à 5° C) se situent toujours au-dessus des valeurs maximales enregistrées au repos (36,0, resp. 35,7° C).

Les températures rectales moyennes au repos calculées pour les différentes périodes de mesure (00^{30}, 08^{00}, 13^{30} et 18^{00}) présentent entre elles à 20 comme à 5° C des différences significatives ($P < 0{,}05$) dans la plupart des cas. Il existe donc chez *S. etruscus* un rythme circadien de la température corporelle. On constate à 5 et à 20° C une similitude dans l'évolution de Tr entre 00^{30} et 13^{30} (fig. 2), la moyenne à 08^{00} étant inférieure aux deux autres (différences significatives à 20° C, mais masquées à 5° C par la plus grande variabilité de Tr). A 18^{00} par contre apparaît une forte divergence: la température rectale est à 20° C supérieure aux valeurs des autres périodes de mesure, alors qu'à 5° C elle est nettement inférieure (fig. 2). Cette différence pourrait être due au fait qu'à 20° C la mesure était encore effectuée de jour alors qu'à 5° C la nuit était déjà tombée (17^{00}).

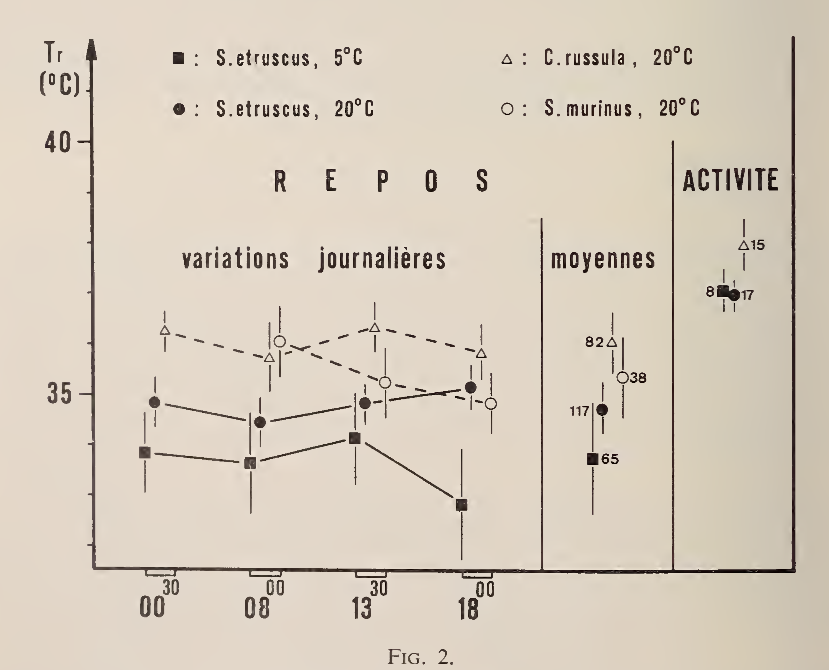


FIG. 2.

Température rectale (Tr) de *Suncus etruscus*, *Crocidura russula* et *Suncus murinus* en normothermie. Les barres verticales représentent l'écart-type et les chiffres indiquent le nombre de mesures effectuées (les moyennes des variations journalières sont basées pour leur part sur 11 à 44 mesures chacune).

2. Crocidura russula et Suncus murinus

La température rectale de *C. russula* au repos à 20° C varie entre 33,4 et 37,4° C, avec une moyenne de 36,0 ± 0,6° C (n = 82). Celle de *S. murinus*, dans les mêmes conditions, varie entre 33,8 et 37,0° C, la moyenne valant 35,3 ± 0,8° C (n = 38) (fig. 2). *C. russula* et *S. murinus* ont une température corporelle au repos significativement supérieure ($P < 0{,}001$) à celle de *S. etruscus* à 20° C. Par contre, la variabilité est semblable et il existe aussi un rythme circadien de Tc. A noter que, dans un cas (*S. murinus*, 18^{00}), la température rectale moyenne est inférieure à celle de *S. etruscus* à la même heure (fig. 2).

DISCUSSION

1. Suncus etruscus en torpeur

Caractérisée par une Tc minimale de 12 à 18° C, la torpeur de *S. etruscus* est à classer dans la catégorie des torpeurs peu profondes, observées chez certains Rongeurs (Hudson 1967, 1973), Microchiroptères (Lyman 1970) ainsi que chez les Tenrecidés (Herter 1962; Hildwein 1970; Scholl 1974). Lorsque Ta descend en-dessous de la température corporelle minimale (ici environ 12° C), *S. etruscus* réagit de manière à maintenir Tc au-dessus d'un certain seuil, sans pour autant se réveiller (Ta jusqu'à 2,5° C). Paradoxalement, Nagel (1977) n'observe chez 4 espèces de Crocidurinae (dont *S. etruscus*) aucune torpeur aux Ta inférieures à 10° C, dans des conditions expérimentales cependant non précisées. Il serait intéressant de voir comment *S. etruscus* en torpeur réagit à un abaissement de Ta, particulièrement aux alentours de 0° C, considéré comme limite critique pour de nombreux hibernants. Il est cependant pensable que, vu sa répartition et sa préférence pour des biotopes à microclimat tamponné (Fons 1975*a*, *b*), *S. etruscus* ne soit jamais en nature soumis à des températures aussi basses lorsqu'il est en torpeur dans son nid.

2. Suncus etruscus en normothermie

Les Soricinae possèdent une température corporelle constante dans un domaine de températures ambiantes allant de 5 à 25° C environ (Gebczynski 1977; Morrison *et al.* 1959; Neal & Lustick 1973; Platt 1974). Le présent travail montrant que chez *S. etruscus* par contre la température corporelle moyenne au repos varie avec la température ambiante, on peut se demander s'il s'agit d'une caractéristique des Crocidurinae ou si ce phénomène est en relation avec la taille très réduite de *S. etruscus*. Or l'abaissement de la température corporelle au repos parallèlement à celui de Ta est relativement répandu par exemple parmi les Rongeurs, indépendamment de leur taille ou de l'existence de torpeurs (Chew *et al.* 1967; Hart 1971). Les mêmes auteurs précisent de plus que l'abaissement de Ta entraîne souvent une augmentation de la variabilité de Tc, ce qui concorde aussi avec les résultats obtenus pour *S. etruscus*. Les phénomènes observés chez cette espèce ne sauraient donc être dûs à sa faible taille et on peut s'attendre à les rencontrer chez d'autres Crocidurinae.

La température corporelle de *S. etruscus* au repos étant significativement inférieure à celle mesurée chez *C. russula* et *S. murinus*, on peut se demander dans le même ordre d'idées si la taille extrême de *S. etruscus* n'intervient pas dans le niveau de sa température corporelle. Plusieurs modèles physico-mathématiques montrent l'importance de cette relation taille-température corporelle chez les homéothermes (Morhardt 1975; Spotila & Gates 1975). Elle n'apparaît cependant pas dans la réalité, d'autres facteurs pouvant

influencer le niveau de Tc (McNab 1969, 1970; Morrison & Ryser 1952; Whittow 1973). Chez les Soricinae, Gebczynski (1977) ne constate pas non plus de relation avec la taille. D'autre part, les différences observées au niveau de la température corporelle entre les espèces étudiées par cet auteur sont comparables à la différence existant entre *S. etruscus* et *C. russula* ou *S. murinus*. Il est en définitive peu probable que la température corporelle inférieure de *S. etruscus* soit une conséquence de sa petite taille.

Si on ne peut démontrer une influence de la taille sur le niveau ou la stabilité de Tc, il convient cependant de préciser qu'un abaissement même léger de Tc (surtout à basse Ta) représente une économie d'énergie non négligeable pour un homéotherme de la taille de *S. etruscus* (Spotila & Gates 1975). Il est pensable que *S. etruscus* bénéficie de cet avantage dans la nature, à même titre que des torpeurs.

3. Comparaison Crocidurinae — Soricinae

Les températures rectales relevées au repos chez les Soricinae par divers auteurs se situent entre 37,6 et 38,7° C (tab. 1). Elles ont été mesurées par insertion momentanée d'une sonde rectale. Dans le cas de *Sorex palustris* par contre, la mesure a été effectuée par insertion prolongée de la sonde (Calder 1969), ce qui a conduit, vraisemblablement sous l'effet du stress, à une valeur particulièrement élevée de 39,7° C. Si l'on exclut cette donnée, on obtient pour les Soricinae une moyenne de 38,2° C.

Les données concernant les Crocidurinae sont bien plus rares. Nagel (1977) cite pour *Crocidura russula* une température rectale située entre 34 et 38° C. Dryden & McAllister (1970) indiquent pour *Suncus murinus* 30,5 et 33,7° C, Hasler & Nalbandov (1974) par contre 37,6 à 38,1° C. Il faut cependant préciser que, dans le premier cas, les animaux se trouvaient sous anesthésie et que, dans le second, les mesures ont été faites par insertion prolongée de la sonde (stress). Ces données ne peuvent donc être comparées à celles des Soricinae. Les valeurs obtenues dans le cadre du présent travail permettent par contre une comparaison, ayant été réalisées dans des conditions similaires. Les Crocidurinae étudiés ont à 20° C une température corporelle allant de 34,7 à 36,0° C et la moyenne (35,3° C, tab. 1), inférieure d'environ 3° C à celle des Soricinae, est tout à fait semblable à celles rapportées pour d'autres représentants des Insectivores (Dawson 1973).

Les nombreuses différences existant entre Soricinae et Crocidurinae semblent être le reflet de stratégies biologiques divergentes liées à leur répartition, holarctique pour les premiers, principalement paléotropicale pour les seconds (Vogel 1976, 1980). On peut se demander si des températures corporelles différentes ne représentent pas aussi une adaptation à des conditions climatiques dissemblables, ainsi que c'est généralement admis pour le niveau du métabolisme, même chez les Insectivores (Hildwein 1972*b*; Shkolnik & Schmidt-Nielsen 1976). Il semble cependant au vu des travaux existants que la température corporelle ne possède pas de valeur adaptative en soi (Dawson & Hudson 1970; Scholander *et al.* 1950; Shkolnik & Schmidt-Nielsen 1976). Mais on constate dans de nombreux cas un parallélisme entre le niveau de la température corporelle et celui du métabolisme (Bligh 1973; Dawson 1973; Hart 1971). McNab (1966) pense même qu'il s'agit d'une relation directe, point de vue repris par Gebczynski (1977) pour les Soricidae. Vogel (1976) a montré que les Soricinae possèdent un métabolisme supérieur à celui des Crocidurinae, ceci en relation avec les conditions climatiques ayant vu leur évolution. La corrélation que l'on constate entre le niveau du métabolisme et celui de la température corporelle chez les Soricidae apporte ainsi de nouveaux éléments à la discussion sur l'évolution de la famille, qui fera l'objet d'un prochain travail.

TABLEAU 1

Température corporelle de quelques Insectivores (d'après divers auteurs). Mesures par sonde rectale, sauf indication.

Espèce	Temp. corporelle (° C)		Ta (° C)	Auteur
	$\bar{x} \pm s$	Val. extrêmes		
TENRECIDAE				
Setifer setosus	31 à 32,5		30	HILDWEIN (1972 a)
Tenrec ecaudatus	33,0 [1]	32,5-34,0	30	HILDWEIN (1970)
	32,0 [2]	31,4-32,5	30	HILDWEIN (1970)
ERINACEIDAE				
Erinaceus europaeus	34,0 ± 0,7 [3]		30-32	SHKOLNIK et SCHMIDT-NIELSEN (1976)
	35,6 ± 0,3	34,8-36,4	17-21	MORRISON (1957)
Hemiechinus auritus	33,8 ± 0,6 [3]		30-32	SHKOLNIK et SCHMIDT-NIELSEN (1976)
Paraechinus aethiopicus	34,2 ± 0,6 [3]		30-32	SHKOLNIK et SCHMIDT-NIELSEN (1976)
TALPIDAE				
Talpa europaea	36,2 ± 0,5	35,8-36,6	16	POCZOPKO et CHRZANOWSKI (1966)
SORICIDAE				
— Soricinae				
Sorex cinereus	38,4 ± 1,1	36,1-40,0	20	MORRISON *et al.* (1959)
Sorex palustris	39,7 ± 0,4 [4]			CALDER (1969)
Sorex araneus	38,0 ± 0,8	35,2-40,4	20	GEBCZYNSKI (1977)
Sorex caecutiens	38,7 ± 0,8	37,4-40,2	20	GEBCZYNSKI (1977)
Sorex minutus	38,1 ± 0,7	36,2-39,8	20	GEBCZYNSKI (1977)
Neomys fodiens	38,5 ± 0,7	37,4-40,0	20	GEBCZYNSKI (1977)
Neomys anomalus	38,5 ± 0,6	37,5-39,8	20	GEBCZYNSKI (1977)
Notiosorex crawfordi	37,6 ± 0,4		22-25	LINDSTEDT (1977)
Blarina brevicauda	37,8 ± 0,4		20	NEAL et LUSTICK (1973)
Moyenne Soricinae:	*38,2° C*			
— Crocidurinae				
Crocidura russula	36,0 ± 0,6	33,4-37,4	20	ce travail
Suncus etruscus	34,7 ± 0,5	32,9-36,0	20	ce travail
Suncus murinus	35,3 ± 0,8	33,8-37,0	20	ce travail
Moyenne Crocidurinae:	*35,3° C*			

1: été. 2: hiver. 3: sonde implantée dorsalement. 4: insertion rectale prolongée (v. texte).

Résumé

La très petite taille de *Suncus etruscus* rend intéressante l'étude de sa température corporelle *(Tc)*, facteur important dans un bilan énergétique critique. Le manque de données comparatives chez les Crocidurinae a conduit à étudier en plus Tc chez *Crocidura russula* et *Suncus murinus*.

La température rectale *(Tr)* a été mesurée à 20° C et à diverses heures de la journée chez les trois espèces en activité et au repos. Chez *S. etruscus*, elle a de plus été mesurée à 5° C ainsi qu'au cours de la torpeur, à des températures ambiantes (Ta) allant de 2,5 à 28° C.

Chez *S. etruscus* en torpeur, Tr ne descend jamais au-dessous de 12° C (même pour Ta = 2,5° C), permettant de qualifier cette torpeur de peu profonde.

Il existe chez les trois espèces un rythme circadien de Tr au repos, cependant sans tendances communes discernables.

A 20° C, la température rectale de *S. etruscus* au repos (34,7 ± 0,5° C) est significativement inférieure à celle de *C. russula* (36,0 ± 0,6° C) et de *S. murinus* (35,3 ± 0,8° C). Elle est par contre significativement supérieure à celle mesurée chez *S. etruscus* à 5° C (33,7 ± 1,1° C). Les différences observées ne peuvent être attribuées à un effet de la petite taille de *S. etruscus*.

Les Crocidurinae possèdent une température corporelle moyenne de 35,3° C, inférieure de 3° C à celle des Soricinae et comparable aux Tc mesurées chez d'autres Insectivores.

La température corporelle présente, dans les deux sous-familles, une corrélation avec le niveau du métabolisme. Celui-ci possédant une valeur adaptative face au climat, cette corrélation apporte un nouvel élément à la discussion sur l'évolution des Soricidae en relation avec leur répartition.

Remerciements

Mes remerciements vont au professeur P. Vogel, qui m'a constamment soutenu au cours de ce travail et a bien voulu relire le manuscrit, ainsi qu'à M. O. Schneider, qui a prodigué à l'élevage ses soins dévoués.

BIBLIOGRAPHIE

Bligh, J. 1973. Temperature regulation in mammals and other vertebrates. *North Holland, Amsterdam & London.* 436 pp.

Calder, W. A. 1969. Temperature relations and underwater endurance of the smallest homeothermic diver, the water shrew. *Comp. Biochem. Physiol.* 30: 1075-1082.

Chew, R., R. Lindberg and P. Hayden. 1967. Temperature regulation in the little pocket mouse, *Perognathus longimembris. Comp. Biochem. Physiol.* 21: 487-505.

Dawson, T. J. 1973. "Primitive" mammals. In: Whittow, G. C. (édit.): Comparative Physiology of Thermoregulation, vol. III. *Academic Press, New York*, pp. 1-46.

Dawson, W. R. and J. Hudson. 1970. Birds. In: Whittow, G. C. (édit.): Comparative Physiology of Thermoregulation, vol. I. *Academic Press, New York*, pp. 223-310.

Dryden, G. L. and H. McAllister. 1970. Sustained fertility after $CdCl_2$ injection by a nonscrotal mammal, *Suncus murinus. Biol. Reprod.* 2: 23-30.

FONS, R. 1975*a*. Contribution à la connaissance de la musaraigne étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Thèse, Univ. P. et M. Curie, Paris.* 189 pp.

— 1975*b*. Premières données sur l'écologie de la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* et comparaison avec deux autres Crocidurinae: *Crocidura russula* et *C. suaveolens* (Insectivora, Soricidae). *Vie Milieu* 25: 315-360.

FREY, H. et P. VOGEL. 1979. Etude de la torpeur chez *Suncus etruscus* (Soricidae, Insectivora) en captivité. *Revue suisse Zool.* 86: 23-36.

GEBCZYNSKI, M. 1977. Body temperature in five species of shrews. *Acta theriol.* 22: 521-530.

HART, J. S. 1971. Rodents. In: WHITTOW, G. C. (édit.): Comparative Physiology of Thermoregulation, vol. II. *Academic Press, New York*, pp. 1-149.

HASLER, M. and A. NALBANDOV. 1974. Body and peritesticular temperatures of musk shrews *(Suncus murinus). J. Reprod. Fert.* 36: 397-399.

HERTER, K. 1962. Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae). 1. Über Temperaturregulierung und Aktivitätsrhythmik bei dem Igeltanrek *Echinops telfairi* Martin. *Zool. Beitr.* 7: 239-292.

HILDWEIN, G. 1970. Capacités thermorégulatrices d'un mammifère Insectivore primitif, le tenrec; leurs variations saisonnières. *Arch. Sci. physiol.* 24: 55-71.

— 1972*a*. Cycle saisonnier des capacités thermorégulatrices, en ambiance neutre et chaude, d'un Insectivore de Madagascar, l'Ericulus *(Setifer setosus). Arch. Sci. physiol.* 26: 325-337.

— 1972*b*. Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale, II: résultats expérimentaux et discussion. *Arch. Sci. physiol.* 26: 387-400.

HUDSON, J. W. 1967. Variations in the patterns of torpidity of small mammals. In: FISHER, K. C. *et al.* (édit.): Mammalian hibernation III. *Oliver & Boyd, London*, pp. 30-46.

— 1973. Torpidity in mammals. In: WHITTOW, G. C. (édit.): Comparative Physiology of Thermoregulation, vol. III. *Academic Press, New York*, pp. 97-165.

LINDSTEDT, S. L. 1977. Physiological ecology of the smallest desert mammal, *Notiosorex crawfordi. Thèse, Univ. Arizona. Univ. Microfilms, Ann Arbor, Michigan.*

LYMAN, C. P. 1970. Thermoregulation and metabolism in bats. In: WIMSATT, W. A. (édit.): Biology of bats, vol. I. *Academic Press, New York*, pp. 301-330.

McNAB, B. K. 1966. An analysis of the body temperature of birds. *Condor* 68: 47-55.

— 1969. The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.* 31: 227-268.

— 1970. Body weight and the energetics of temperature regulation. *J. exp. Biol.* 53: 329-348.

— 1974. The energetics of endotherms. *Ohio J. Sci.* 74: 370-380.

MORHARDT, J. E. 1975. Preferred body temperatures of small birds and Rodents: behavioral and physiological determinations of variable set points. In: GATES, D. and R. SCHMERL (édit.): Perspectives of Biophysical Ecology. *Springer, Berlin*, pp. 475-490.

MORRISON, P. R. 1957. Observations on body temperature in a hedgehog. *J. Mammal.* 38: 254-255.

MORRISON, P. R. and F. A. RYSER. 1952. Weight and body temperature in mammals. *Science* 116: 231-232.

MORRISON, P. R., F. A. RYSER and A. DAWE. 1959. Studies on the physiology of the masked shrew, *Sorex cinereus. Physiol. Zool.* 32: 256-271.

NAGEL, A. 1977. Torpor in the European white-toothed shrews. *Experientia* 33: 1455-1456.

NEAL, C. and S. LUSTICK. 1973. Energetics and evaporative water loss in the short-tailed shrew *Blarina brevicauda. Physiol. Zool.* 46: 180-185.

PLATT, W. 1974. Metabolic rates of short-tailed shrews. *Physiol. Zool.* 47: 75-90.

Poczopko, P. and Z. Chrzanowski. 1966. Rectal and external body temperature in the mole *(Talpa europaea)*. *Bull. Acad. Polon. Sci., cl. II*, 14: 443-446.

Scholander, P. F., R. Hock, V. Walters and L. Irving. 1950. Adaptation to cold in artic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation and basal metabolism. *Biol. Bull.* 99: 259-271.

Scholl, P. 1974. Temperaturregulation beim madegassischen Igeltanrek, *Echinops telfairi* (Martin, 1838). *J. comp. Physiol.* 89: 175-195.

Shkolnik, A. and K. Schmidt-Nielsen. 1976. Temperature regulation in hedgehogs from temperate and desert environments. *Physiol. Zool.* 49: 56-64.

Spotila, J. and D. Gates. 1975. Body size, insulation and optimum body temperature of homeotherms. In: Gates, D. and R. Schmerl (édit.): Perspectives of Biophysical Ecology. *Springer, Berlin*, pp. 291-301.

Vogel, P. 1972. Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). *Verh. naturf. Ges. Basel* 82: 165-192.

— 1974. Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus*, Soricidae, Insectivora). *Z. Säugetierk.* 39: 78-88.

— 1976. Energy consumption of European and African shrews. *Acta theriol.* 21: 195-206.

— 1980. Metabolic levels and biological strategies in shrews. In: Schmidt-Nielsen, K. (édit.): Comparative Physiology of Primitive Mammals. *Cambridge Univ. Press, London* (sous presse).

Whittow, G. C. 1973. Evolution of thermoregulation. In: Whittow, G. C. (édit.): Comparative Physiology of Thermoregulation. *Academic Press, New York*, pp. 201-258.

Adresse de l'auteur :

Institut de Zoologie et d'Ecologie animale
de l'Université de Lausanne
Place du Tunnel, 19
CH-1005 Lausanne
